Boll. Soc. Hist. Nat. Balears, 33 (1989-1990): 237-251 Palma de Mallorca.

RELACIÓN ENTRE EL ÍNDICE DE ESCLEROFILIA Y EL CONTENIDO DE CLOROFILA TOTAL POR UNIDAD DE PESO SECO EN ALGUNAS ESPECIES ARBUSTIVAS DE ENCINAR EN MALLORCA.

C. GARCÍA PLÉ, J.L. FERRÀ, A. FERRIOL,
C. MARTINEZ & M. MOREY[1]

PALABRAS CLAVE: Arbustos mediterráneos, índice de esclerofilia, clorofila total.
KEYWORDS: Mediterranean shrubs, leaf specific weight, total chlorophyll.

RESUMEN. En el presente artículo se exponen los resultados obtenidos en el estudio de la relación entre el índice de esclerofilia y el contenido de clorofila total por unidad de peso seco en ocho especies arbustivas de encinar en Mallorca.

Para cada especie se han realizado los perfiles verticales del eje central de dos individuos. A causa de la cobertura del estrato arbóreo y del arbustivo alto, cada uno de dichos individuos se encontraba bajo diferentes condiciones de radiación.

Se observa que, en aquellas especies con individuos de sol, el valor medio del índice de esclerofilia es más alto que en los individuos de sombra, al contrario de lo que ocurre respecto al contenido en clorofila total. Entre el índice de esclerofilia y el contenido en clorofila total, expresado por unidad de peso seco, se establece una relación de tipo exponencial negativo, con un alto coeficiente de determinación ($n=16$, $r^2=0.83$).

SUMMARY. RELATIONSHIP BETWEEN LEAF SPECIFIC WEIGHT AND TOTAL CHLOROPHYLL CONTENT OF SOME SHRUBS IN EVERGREEN-OAK FORESTS OF MAJORCA. The results of a study of the relationship between leaf specific weight and total chlorophyll content per dry weight in eight shrub species of evergreen-oak forests of Mallorca are shown.

The vertical profiles of the central axis of two individuals of each species were studied. Due to the different tree and tall shrub coverage the individuals were under different light conditions.

---

[1] Lab. de Ecología. Dpto. de Biología Ambiental. Facultad de Ciencias. Universidad de las Islas Baleares. 07071 Palma de Mallorca.

In species with individuals either exposed to the sun or in the shade, the latter show a lower mean leaf specific weight, and conversely a higher total chlorophyll content. Between the leaf specific weight and the total chlorophyll content we find a negative exponential relationship, with a high determination coefficient (n=16, r^2=0.83).

RESUM. RELACIÓ ENTRE L'ÍNDEX D'ESCLEROFILIA I EL CONTINGUT DE CLOROFIL·LA TOTAL PER UNITAT DE PES SEC A ALGUNES ESPÈCIES ARBUSTIVES D'ALZINAR A MALLORCA. Es presenten els resultats derivats de l'estudi de la relació entre l'índex d'esclerofilia i el contingut de clorofil·la total per unitat de pes sec a vuit espècies arbustives d'azinar a Mallorca.

Per a cada espècie es varen realitzar els perfils verticals de l'eix central de dos individus. Degut a la cobertura de l'estrat arbori i de l'arbustiu alt, cadascun d'aquests individus es trobava sotmès a condicions de radiació diferents.

A les espècies amb individus de sol i ombra, aquests presenten un valor mitjà de l'índex d'esclerofilia més baix i un contingut total de clorofil·la més alt que els individus exposats al sol. Entre l'índex d'esclerofilia i el contingut en clorofil·la total per unitat de pes sec es dóna una relació de tipus exponencial negatiu amb un alt coeficient de determinació (n=16, r^2=0.83).

INTRODUCCIÓN

Las características anatómicas y fisiológicas del matorral mediterráneo han sido objeto de numerosos estudios (DI CASTRI & MOONEY, 1973; MOONEY, 1977; DI CASTRI *et al.,* 1981; MARGARIS & MOONEY 1981; MILLER, 1981; KRUGER *et al.,* 1983; TENHUNEN *et al.,* 1987; entre otros). Uno de los aspectos a destacar es que una misma especie puede presentar características foliares (morfológicas y/o funcioanales) distintas en un gradiente climático de aridez, estacional y diario, según la edad, o bien a lo largo del eje vertical de la propia planta, desde el exterior al interior de la copa, incluso una misma hoja puede presentar diferencias entre el centro del limbo y el ápice, la bibliografía al respecto es extensa (DUNN *et al.,* 1976; CATARINO *et al.,* 1981; EHLERINGER & MOONEY, 1983; MEISTER *et al.,* 1987; entre otros).

Las hojas compiten unas con otras por la luz y hay una selección de forma, tamaño, composición e incluso disposición espacial, que genera una estratificación. La competencia por la luz puede darse cuando una planta proyecta sombra sobre otra o, dentro de la misma planta, cuando una hoja da sombra a la otra.

En un matorral o un bosque denso, las hojas de los niveles superiores están más expuestas a la radiación que las de los niveles inferiores, a las que llega una luz tamizada por las que están situadas más arriba. Se establece así un gradiente de radiación asociado a un gradiente de formas y tamaños foliares y a un gradiente en la repartición de pigmentos; asimismo se establece en el

perfil vertical un gradiente en la distribución del agua y nutrientes, de sumo interés en la ecofisiología de la comunidad.

La radiación es, pues, uno de los principales factores que controlan el funcionalismo del ecosistema forestal. Asociado al gradiente de radiación en la bóveda del bosque, existe también un gradiente de esclerofilia.

El índice de esclerofilia se refiere al peso seco de hoja por unidad de superficie foliar (DUNN *et al.*, 1976). Existen otros términos para la misma definición, como el de peso específico foliar ("leaf specific weight: LSW"), etc. También existen otras definiciones para el mismo término, aunque todas responden a la idea de medir el carácter escleromorfo o grado de consistencia (hojas pequeñas y coriáceas). El índice aumenta al aumentar los carácteres xeromórficos de la hoja frente a los mesomórficos.

Bajo un criterio de estudio funcional, el presente artículo trata de conocer las pautas de organización en algunas características foliares, relacionadas con el uso de la luz, de ocho especies arbustivas de encinar en Mallorca. El objetivo fundamental del mismo ha sido establecer la relación entre el índice de esclerofilia y el contenido de clorofila total por unidad de peso seco en la planta. Se comparan asimismo los resultados obtenidos bajo diferentes condiciones de intensidad luminosa.

MATERIAL Y MÉTODOS

DESCRIPCIÓN DE LA COMUNIDAD

La comunidad de matorral estudiada se localiza en Esporles (NW de Mallorca), en altitudes comprendidas entre 200-450 m, bajo influencia marina no directa (barreras topográficas), con una pluviosidad anual entre 600 y 800 mm, una temperatura media de 14-17°C, una evapotranspiración potencial según Thornthwaite entre 700 y 900 mm y un déficit hídrico máximo de 100-150 mm en Julio (GUIJARRO, 1986), sobre calizas dolomíticas del Triásico.

Se trata de un matorral de gran porte (altura media de 2 m), bajo estrato arbóreo mixto de *Quercus ilex* L. y *Pinus halepensis* Mill., con presencia importante de lianas (*Smilax aspera* L., *Clematis flammula* L., *Lonicera implexa* Ait., *Rubia peregrina* L.). Desde el punto de vista de su estructura vertical, presenta la cobertura más elevada para el estrato mayor de 2 m y el estrato comprendido entre 1 y 2 m, ocupados por individuos adultos y jóvenes de las especies arbóreas indicadas y arbustos de gran porte como *Arbutus unedo* L.,

Rhamnus alaternus L., *Viburnum tinus* L. y *Calicotome spinosa* (L.) Link. Existen también los niveles ocupados por especies arbustivas de menor talla como *Daphne gnidium* L., *Osyris alba* L., *Cistus salvifolius* L. y *Ruscus aculeatus* L., herbáceas como *Ampelodesmos mauritanica* (Poiret) T. Durand & Schinz y musgos que tienen una cobertura progresivamente menor, lo que da en conjunto un aspecto de pirámide invertida (GARCIA PLE, 1986).

Algunas especies son características de encinares más abiertos, con más luz, con *Arbutus unedo* L. y *Cistus salvifolius* L. como especies más heliófilas; otras son características de encinares más cerrados y umbríos, con *Viburnum tinus* L. como especie más esciófila.

En este artículo se exponen los resultados obtenidos para *Quercus ilex* L. (arbusto), *Arbutus unedo* L., *Rhamnus alaternus* L., *Osyris alba* L., *Calicotome spinosa* (L.) Link, *Daphne gnidium* L., *Cistus salvifolius* L. y *Viburnum tinus* L.

METODOLOGÍA

Para cada especie arbustiva estudiada se muestrearon dos individuos, entendiendo como un individuo el conjunto de pies rebrotados de una misma cepa. Cada planta se dividió en tres niveles de altura: piso superior, piso medio (equidistante) y piso inferior, (TUBA, 1977; MARTINEZ *et al.,* 1982; ELIAS & MASAROVICOVA, 1985a y 1985b; PIÑOL, 1985; GRATANI *et al.,* 1987; NUÑEZ & ESCUDERO, 1988). La altura de cada piso, en los diferentes individuos, es variable en función de la altura de la planta y de la biomasa foliar.

A causa de la cobertura del estrato arbóreo y del arbustivo alto, cada uno de los individuos muestreados se encontraba bajo diferentes condiciones de radiación. En total, y debido a las limitaciones del muestreo, se han estudiado 10 plantas de sol, bajo condiciones de mayor intensidad luminosa: *Quercus ilex* (1), *Arbutus unedo* (1), *Rhamnus alaternus* (1), *Osyris alba* (1), *Calicotome spinosa* (1A) y (1B), *Daphne gnidium* (1A) y (1B), *Cistus salvifolius* (1A) y (1B); y 6 plantas de sombra, en condiciones de menor insolación: *Quercus ilex* (2), *Arbutus unedo* (2), Rhamnus alaternus (2), *Osyris alba* (2), *Viburnum tinus* (2A) y (2B). Las letras A y B indican dos individuos diferentes de una misma especie, muestreados bajo condiciones semejantes de insolación (sol corresponde al número 1 y sombra al número 2). Los muestreos se realizaron en la primavera de 1987.

De cada nivel de altura se determinó el peso fresco y el peso seco (a 80°C hasta peso constante) y se midió la superficie foliar (del total de hojas o de una submuestra de 100 si había más) con un areómetro.

Una submuestra de hojas se conservaba en una nevera portátil hasta llegar al laboratorio, donde se pesaban 250 mg de hojas de cada submuestra, se introducían en un tubo con acetona al 80% y se almacenaban en el congelador entre 24 y 72 horas. La extracción finalizó homogeneizando las hojas en un mortero y filtrando al vacío.

Inmediatamente realizado el filtrado y enrasado a un volumen de 25 ml se efectuaba la lectura, mediante un espectrofotómetro Perkin-Elmer (561 Recorder), de las absorbancias a 700, 647 y 664 nm. Como criterio de pureza de las filtraciones se ha seguido el dada por VERNON (1960).

La ecuación utilizada para el cálculo de la clorofila a+b es la propuesta por ZIEGLER & EGLE (1965). La expresión de la concentración de clorofila viene dada en mg/l, posteriormente es referida a mg/g de peso seco de hoja.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Con el fin de recoger la pauta morfológico/funcional asociada a las condiciones de radiación, se ha calculado, para cada individuo, el valor medio ponderado por la biomasa foliar de los tres niveles de altura muestreados (superior, medio e inferior), tanto para el índice de esclerofilia como para el contenido en clorofila total. La distribución de ambos parámetros en el eje vertical de la planta ha sido objeto de otros trabajos (GARCIA PLE *et al.*, 1991 a y 1991b).

ÍNDICE DE ESCLEROFILIA

Los valores medios ponderados del índice de esclerofilia oscilan entre los 0.0055 g/cm^2 de *Cistus salvifolius* (1A) y los 0.0185 g/cm^2 de *Quercus ilex* (1) (tabla 1).

Los valores del índice de esclerofilia en las especies mediterráneas oscilan generalmente entre 0.01 y 0.025 g/cm^2 (SALA, 1986). Las especies arbustivas esclerofilas en el matorral de California y de Chile alcanzan valores de 0.02 g/cm^2 y las especies deciduas de verano 0.008 (KUMMEROW *et al.*, 1981; MOONEY, 1981). OECHEL *et al.*, (1981) dan como valores extremos característicos de plantas mesofíticas deciduas del matorral de California 0.008-0.015 g/cm^2, correspondiendo un valor superior a 0.015 a especies xerófitas.

MARTIN (1984) señala que el mayor peso específico de las especies perennes frente a las decíduas de sequía es un carácter asociado a la duración foliar, a la conservación del agua durante el período de sequía y a la protección frente a los predadores.

Cistus salvifolius, como otras especies del género *Cistus* que pierden gran parte de sus hojas al inicio de la estación seca y mantienen una proporción relativamente pequeña de ellas durante el período desfavorable, se puede considerar una semidecídua de verano (HARLEY, *et al.*, 1987). El individuo 1A de *Cistus salvifolius* presenta el valor más bajo del índice de esclerofilia, claramente opuesto al valor alcanzado por *Quercus ilex* (1).

Se observa como en aquellas especies con individuos de sol y de sombra, el valor medio del índice de esclerofilia es más alto en los individuos de sol, excepto en el caso de *Osyris alba,* planta hemiparásita que resulta atípica o desviante respecto a las demás especies. SALA (1986) obtiene resultados semejantes a los nuestros. CATARINO *et al.*, (1981), EHLERINGER & MOONEY (1983), NILSEN & BAO (1987), consideran el índice de esclerofilia como una característica adaptativa de las especies a su medio ambiente. En nuestro caso, los valores más altos en los individuos de sol deben interpretarse como un mecanismo de resistencia a la desecación; el incremento del grado de consistencia permite que los potenciales hídricos que la hoja puede mantener, y a partir de los cuales se daría una desecación irreversible, sean más negativos (ODENING *et al.*, 1974).

No obstante al ordenar de mayor a menor los valores medios del índice de esclerofilia, observamos como los individuos de sol y de sombra se encuentran alternados y como los valores mínimos registrados son inferiores a los descritos en la bibliografía consultada para la vegetación mediterránea. Diversos factores como la edad, el estado fisiológico de la hoja y la fragilidad del gradiente microclimático en el perfil vertical pueden contribuir a explicar estos resultados.

Así, el índice de esclerofilia puede variar según la edad de la hoja y un valor elevado puede representar un estado de senescencia de un estrato de hojas que ya no son productivas y están destinadas a no ser renovadas (SALA, 1986). A este respecto, hay que señalar que en el muestreo no se separaron hojas de diferente edad.

Por otra parte los gradientes microclimáticos (luz, temperatura y humedad) que se establecen en los niveles de altura de los individuos de sombra son frágiles y condicionan de un modo irregular la morfología y el funcionalismo de las hojas. En condiciones de elevada intensidad luminosa se crean automáticamente diferencias entre unos niveles más expuestos a la radiación y otros sometidos a luz menos intensa como consecuencia de la sombra provoca-

da por hojas y ramas situadas en los niveles superiores. En la umbría estás diferencias desaparecen ya que todas las hojas quedan sometidas a un ambiente de luz difusa.

	LSW (g/cm^2)	Chl a+b (mg/g)	Chl a+b (mg/m^2)
Quercus ilex (1)	0.0185	0.8930	165.2050
Osyris alba (2)	0.0152	1.4967	227.4984
Quercus ilex (2)	0.0136	1.4381	195.5816
Rhamnus alaternus (1)	0.0126	2.2467	283.0800
Viburnum tinus (2A)	0.0124	2.5498	316.1752
Rhamnus alaternus (2)	0.0122	3.3191	404.9302
Arbutus unedo (1)	0.0114	1.8784	214.1376
Cistus salvifolius (1B)	0.0112	3.2016	358.5792
Osyris alba (1)	0.0109	2.1314	232.3226
Arbutus unedo (2)	0.0105	2.1837	229.2885
Viburnum tinus (2B)	0.0099	2.3917	236.7783
Daphne gnidium (1A)	0.0093	4.8552	265.5336
Daphne gnidium (1B)	0.0093	4.2304	393.4272
Calicotome spinosa (1B)	0.0077	3.9526	304.3502
Calicotome spinosa (1A)	0.0060	5.5659	333.9540
Cistus salvifolius (1A)	0.0055	6.0148	330.8140

Tabla 1. Valores medios ponderados por la biomasa foliar del índice de esclerofilia (LSW) y del contenido en clorofila a+b, para los individuos de sol (1, 1A, y 1B) y de sombra (2, 2A y 2b) de las especies estudiadas.

Leaf specific weight (LSW) and chlorophyll a+b values, for exposed (1, 1A and 1B) and shaded (2, 2A and 2B) individuals.

CLOROFILA TOTAL POR UNIDAD DE PESO SECO

Los valores medios de clorofila a+b expresados por unidad de peso seco y ponderados por la biomasa foliar para cada individuo oscilan entre 0.89 mg/g de *Quercus ilex* 1 y 6.01 mg/g de *Cistus salvifolius* 1A (tabla 1).

Se observa como en aquellas especies con individuos de sol y de sombra, el valor medio del contenido en clorofila total por peso seco es más bajo en los individuos de sol, salvo en *Osyris alba.* MARTINEZ *et al.* (1982) obtienen resultados semejantes.

La concentración de clorofila en las hojas representa un integrador, a corto plazo, del estado fisiológico de la planta (GRACIA, 1983). Cuanto más desfavorables sean las condiciones del medio (temperatura elevada, déficit hídrico, etc.), tanto más disminuye la cantidad total de clorofila y las hojas comienzan a amarillear, indicando una mayor destrucción de la clorofila y persistencia de carotenoides acumulados (MARGALEF, 1974; GRACIA, 1983).

Si la radiación es elevada, la cantidad de clorofila presente en las hojas debe ser independiente de la misma, ya que se encuentra en exceso; cuando la radiación ha sido atenuada hasta el punto de que los fotosistemas dejan de estar saturados, la cantidad de clorofila presente en la hoja se relaciona más estrechamente con la intensidad de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) y pueden aparecer máximos en la concentración de clorofila (GRACIA, 1983).

Sin embargo, al ordenar los individuos de mayor a menor contenido en clorofila total, no se observa ninguna pauta, al igual que ocurría con el índice de esclerofilia y cuya explicación podría ser la misma.

Los valores más frecuentes del contenido en clorofila a+b por peso seco, revisados en diversos trabajos sobre vegetación mediterránea, oscilan entre 1 y 5 mg/g, correspondiendo, en general, los valores más altos a las especies decíduas de verano y los valores más bajos a las especies perennifolias.

Así, MARGARIS (1976) en la frigana de Grecia obtiene valores entre 1.82 mg/g de *Asparagus aphyllus* y 4.42 mg/g de *Thymus capitatus.* ARIANOUTSOU & MARGARIS (1981) comparan tres especies de la frigana *(Phlomis fruticosa, Sarcopoterium spinosum, Euphorbia acanthothamnos),* antes y después de incendio, y encuentran valores desde 2.0 hasta 8.6 mg/g en el contenido de clorofila total por peso seco.

Por su parte VILLAR & MERINO (1987) en las arenas estabilizadas de Doñana registran valores entre 2 y 3 mg/g para el brezal de *Erica scoparia* y alrededor de 2mg/g para el matorral abierto de Cistáceas y Labiadas, a partir de 10 años después de incendio.

TRABAUD & METHY (1988) obtienen valores entre 1 y 2 mg/g en *Quercus coccifera* y *Quercus ilex,* en la garriga de Montpellier, 35 años después de incendio.

Finalmente, DIAZ BARRADAS & GARCIA NOVO (1988) encuentran diferencias en el contenido de clorofila total entre algunas especies del matorral de Doñana según su localización: *Scrophularia frutescens,* pionera de las dunas móviles, presenta un valor de 1.27 mg/g, mientras que en las arenas estabilizadas *Cistus salvifolius* alcanza un valor de 2.71 mg/g. *Halimium halimifolium*

presenta un valor de 1.89 mg/g en las dunas móviles y de 2.38 mg/g en las arenas estabilizadas.

Nuestros resultados coinciden básicamente en el mayor contenido en clorofila por peso seco de la especie semidecídua de sequía, *Cistus salvifolius,* y malacófilas en general, frente a la menor concentración que presenta las especies más esclerófilas, *Quercus ilex;* aunque la zona de estudio era homogénea en cuanto a una intervención antigua, las hojas eran heterogéneas en cuanto a su edad y las comparaciones son difíciles de establecer.

Es preferible, por otra parte, no hacer comparaciones de concentración de clorofila entre diversas especies en función del peso seco, ya que éste depende en gran medida de la cantidad de tejido no fotosintético (HARVEY, 1980) y éste, a su vez, varía bastante según los diversos tipos de vegetación (MARGALEF, 1980; ELIAS & MASAROVICOVA, 1985 b y 1986). Puede ser más preciso, por tanto, hacer la comparación de las concentraciones de clorofila por unidad de superficie foliar y evitar la interferencia de los tejidos no fotosintéticos (TIESZEN & JONHSON, 1968; KRUPA, 1984).

CLOROFILA TOTAL POR UNIDAD DE SUPERFICIE FOLIAR

A partir del producto de la concentración de clorofila, referida a gramos de hoja, por el índice de esclerofilia, hemos calculado la concentración de clorofila total por m^2 de hoja (tabla 1). Los valores obtenidos oscilan entre 165 mg Chl a+b/m^2 de hoja en *Quercus ilex* (1) y 405 mg Chl a+b/m^2 de hoja en *Rhamnus alaternus* (2).

Los individuos de sombra de *Quercus ilex, Rhamnus alaternus* y *Arbutus unedo* alcanzan valores más elevados en el contenido de clorofila a+b por m^2 de hoja que los individuos de sol, aunque en la ordenación general alternan individuos de sol y de sombra.

La mayoría de valores de la concentración de clorofila por unidad de extensión de limbo foliar quedan entre 250 y 350 mg/m^2, cifras próximas a la mayor concentración efectiva de clorofila por unidad de superficie foliar, calculada en 400 mg/m^2, que permite absorber más dèl 99% de la radiación que llega a la hoja (ESCARRE *et al.,* 1984; MARTIN 1984).

Muchas plantas del bosque mediterráneo presentan concentraciones de clorofila mayores que la concentración efectiva, cuya explicación está en la esclerofilia y en la absorción lumínica por ambas caras (ESCARRE *et al.,* 1984).

En diversas especies de encinar, FITE (MARGALEF, 1974) registra valores entre 441 mg/m^2 de hoja, en *Viburnum tinus* y 824 mg/m^2 de hoja, en *Quercus*

ilex. GRACIA *et al.*, (1984) obtienen valores entre 427 mg/m^2 de hoja en *Arbutus unedo* y 1033 mg/m^2 de hoja en *Erica arborea.* MARTIN (1984) encuentra valores entre 339 mg/m^2 de hoja en *Withania frutescens* y 570 mg/m^2 de hoja en *Rhamnus lyciodes.*

En comparación con aquellos autores, los resultados obtenidos son en general más bajos, aunque se encuentran dentro del margen de variación señalado por SESTAK (1971), con límites entre 100-1000 mg/m^2. Este amplio rango de concentraciones se debe a las grandes variaciones que sufre este parámetro en las diferentes estaciones del año, nivel de la planta, condiciones climáticas en las que se encuentra, etc. (NUÑEZ, 1989).

RELACIÓN ENTRE EL ÍNDICE DE ESCLEROFILIA Y LA CLOROFILA TOTAL POR UNIDAD DE PESO SECO

En la figura 1 se han representado los valores medios ponderados del índice de esclerofilia y del contenido en clorofila total por unidad de peso seco, para los dos individuos de cada especie estudiada.

Se observa como en las hojas más blandas, con menor índice de esclerofilia, el contenido en clorofila por peso seco aumenta considerablemente y como en las hojas más duras, con mayor índice de esclerofilia, la concentración en clorofila disminuye de un modo más gradual.

Entre el índice de esclerofilia (LSW) y el contenido en clorofila total por peso seco (Chl a+b) se establece una relación de tipo exponencial negativo (Chl $a+b = 12.146\ e^{-140.563\ LSW}$), con un alto coeficiente de determinación ($n=16$, $r^2=0.831$).

MARTIN (1984), en especies del espinar costero de Alicante, obtiene para *Rhamnus lycioides* (perenne con hojas xerofíticas) un índice de esclerofilia de 0.026 g/cm^2 y un contenido en clorofila a+b de 2.16 mg/g; para *Withania frutescens* (decídua de verano con hojas de tipo mesofítico) obtiene un valor de 0.008 g/cm^2 para el índice de esclerofilia y un valor de 4.08 mg/g para el contenido en clorofila a+b. Ambos parámetros siguen pautas inversas.

GRACIA (1987) encuentra resultados semejantes en 13 comunidades distribuidas a lo largo de un gradiente de pluviosidad (250 mm-2500 mm) en Australia. En la localidad con mayor pluviometría registra un índice de esclerofilia de 0.0056 g/cm^2 y un contenido en clorofila a+b de 13.74 mg/g. Por el contrario, en la localidad más árida, obtiene un índice de esclerofilia de 0.0238 g/cm^2 y un contenido en clorofila a+b de 2.84 mg/g. El coeficiente de determinación es de 0.986.

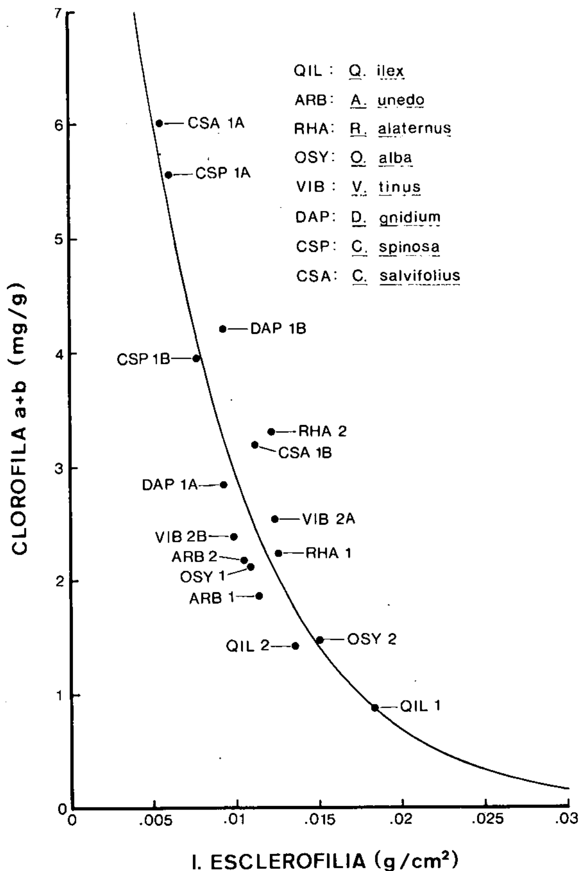


Fig. 1.- Relación entre el índice de esclerofilia (LSW) y el contenido en clorofila total por peso seco (Chl a+b) para los individuos de sol (1, 1A y 1B) y de sombra (2, 2A y 2B) de las especies estudiadas. La ecuación de regresión es: Chl a+b = 12.146 $e^{-140.563\ LSW}$ (n=16, r^2=0.831).

Relationship between leaf specific weight (LSW) and total chlorophyll (Chl a+b). The regression equation is: Chl a+b = 12.146 $e^{-140,563\ LSW}$ (n=16, r^2=0.831).

GRATANI *et al.* (1987), en *Fagus sylvatica,* obtienen en el piso superior un índice de esclerofilia más elevado que en el piso inferior; el contenido en clorofila a+b por unidad de peso seco presenta un comportamiento opuesto.

NILSEN & BAO (1987), en *Rhododendron maximum,* registran un incremento del índice de esclerofilia de Marzo a Julio, paralelo a un descenso en el contenido de clorofila a+b por unidad de peso seco.

NUÑEZ & ESCUDERO (1988), en un estudio de las variaciones estacionales de diversas características foliares en hojas maduras de *Cistus ladanifer*, encuentran un valor medio del índice de esclerofilia de 0.0178 g/cm^2 y un contenido en clorofilia a+b de 2.61 mg/g en invierno. En verano, el índice de esclerofilia alcanza un valor de 0.0207 g/cm^2 y el contenido en clorofila total es de 1.33 mg/g. El coeficiente de correlación es de 0.81, para n=24.

Observamos pues las mismas pautas de organización que en nuestros resultados. Es interesante señalar que estos autores, al igual que nosotros, coinciden en no constatar la misma relación entre el índice de esclerofilia y el contenido en clorofila total, si ésta se expresa por unidad de superficie de hoja (tabla 1); el coeficiente de determinación obtenido en este caso es de r^2=0.343. Esto se debe al diferente grosor de las hojas, que encubre la concentración de clorofila.

Una reducción de la radiación provoca cambios estructurales en las hojas, tales como un descenso del peso específico foliar (BJORKMAN, 1981) que trae como consecuencia una mayor "finura" de la hoja y un aumento por tanto en la concentración de clorofila por peso seco (NUÑEZ, 1989).

Como señalan MOONEY & DUNN (1970), un alto peso específico foliar junto con una gruesa cutícula representan una estrategia adaptativa de las especies perennes para limitar las pérdidas de agua durante el periodo de sequía.

Este aumento de peso de las hojas se debe al incremento de los tejidos no activos fotosintéticamente, y se manifiesta en una disminución de la concentración de clorofila en las hojas.

BILIOGRAFÍA

ARIANOUTSOU, M. & MARGARIS, N.S. 1981.– Producers and the fire cycle in a phryganic ecosystem. In: *Components of productivity of mediterranean-climate regions. Basic and applied aspects.* (N.S. MARGARIS & H.A. MOONEY, eds.): 181-190. Dr. W. Junk. The Hague.

BJORKMAN, O. 1981.– Responses to different quantum flux densities. In: *Physiological plant ecology I. Responses to the physical environment.* (O.L. LANGE, P.S. NOBEL, C.B. OSMOND & H. ZIEGLER, eds.): 57-108. Springer-Verlag. New York.

CATARINO, F.M., CORREIA, O.A., WEBB, E. & DAVID, M. 1981.– Morphological and physiological response of the mediterranean evergreen sclerophyll *Ceratonia siliqua* to different light intensities. In: *Components of productivity of mediterranean-climate regions. Basic and applied aspects.* (N.S. MARGARIS & H.A. MOONEY, eds.): 5-17. Dr. W. Junk. The Hague.

DI CASTRI, F. & MOONEY, H.A. (eds.) 1973.– *Mediterranean Type Ecosystems. Origin and Structure.* Springer-Verlag. New York. 405 pp.

DI CASTRI, F., GOODALL, D.W. & SPECHT, R.L. (eds.) 1981.– *Mediterranean-Type Shrublands.* Elsevier Scientific Publishing Company. Amsterdam 643 pp.

DIAZ BARRADAS, M.C. & GARCIA NOVO, F. 1988.– Modificación y extinción de la luz a través de la copa en cuatro especies de matorral en el Parque Nacional de Doñana. *Monografías del Instituto Pirenaico de Ecología,* 4: 503-516.

DUNN, E.L., SHROPSIRE, F.M., SONG, L.C. & MOONEY, H.A. 1976.– The water factor and convergent evolution in mediterranean-type vegetation. In: *Water and Plant Life* (O.L. LANGE, L. KAPPEN & D. SCHULZE, eds.): 492-505. Ecological Studies, 19. Springer-Verlag. Berlín.

EHLERINGER, J. & MOONEY, H.A. 1983.– Productivity of Desert and Mediterranean-Climate Plants. In: *Encyclopedia of Plant Physiology 12D. Physiological Plant Ecology IV. Ecosystem Processes* (O.L. LANGE, C.B. OSMOND, P.S. NOBEL & H. ZIEGLER, eds.): 205-231. Springer-Verlag. New York.

ELIAS, P. & MASAROVICOVA, E. 1985a.– Vertical Distribution of Leaf-Blade Chlorophylls in a Deciduous Hardwood Forest. *Photosynthetica,* 19(1): 43-48.

ELIAS, P. & MASAROVICOVA, E. 1985b.– Chlorophyll Content in Leaves of Plants in an Oak-Hornbeam Forest 4. Amounts per Stand Area Unit. *Photosynthetica,* 19(1):49-55.

ELIAS, P. & MASAROVICOVA, E. 1986.– Seasonal changes in leaf chlorophyll content of *Mercurialis perennis* growing in deciduous and coniferous forest. *Photosynthetica,* 20 (2): 181-186.

ESCARRE, A., GRACIA, C., RODA, F., TERRADAS, J., 1984.– Ecología del bosque esclerófilo mediterráneo. *Investigación y Ciencia,* 95: 68-78.

GARCÍA PLÉ, C. 1986.– *Ecología de las comunidades de matorral en la zona occidental de Mallorca: Estructura y relación con factores ambientales.* Tesis Doctoral. Universidad de las Islas Baleares. 784 pp. más apéndice.

GARCÍA PLÉ, C., BOVER, A., FERRA, J.L., FERRIOL, A., MARTINEZ, C. & MOREY, M. 1991a.– Estructura vertical de algunas especies arbustivas de encinar en Mallorca. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Biol.),* 87(1-4): 5-21.

GARCIA PLE, C., BOVER, A., FERRA, J.L., FERRIOL, A., MARTINEZ, C., & MOREY, M., 1991b.– Distribución vertical de pigmentos foliares en algunas especies arbustivas de encinar en Mallorca. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Biol.),* 87(1-4): 23-34.

GRACIA, C., 1983.– *La clorofila en los encinares de Montseny.* Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona. 234 pp.

GRACIA, C., 1987.– Chlorophyll content and leaf energetics of plant communities in South Eastern Queesnsland (Australia) in relation to water availability. *Medecos.* Montpellier.

GRACIA, C., ABRIL, M., SABATE, S., SALA, A., & SERRASOLSAS, I., 1984.– Relationships between r-K strategies and the vertical structure of species in a mediterranean shrub community near Barcelona (NE Spain). *Proceedings of the 4th International Conference on Mediterranean Ecosystems.* Perth, Australia. pp: 59-62.

GRATANI, L., FIORENTINO, E., CAMIZ, S., & FIDA, C., 1987.– Relationships among Chlorophyll Contents and some Ecophysiological Parameters with Relation to their Distribution within the Beech Crown. *Photosynthetica,* 21(3): 333-340.

GUIJARRO, J.A. 1986.– *Contribución a la bioclimatología de Baleares.* Tesis Doctoral. Universidad de las Islas Baleares. 282 pp. más anexos.

HARLEY, P.C., TENHUNEN, J.D., BEYSCHLAG, W. & LANGE, O.L. 1987.– Seasonal changes in net photosynthesis rates and photosynthetic capacity in leaves of *Cistus salvifolius*, a European Mediterranean semi-deciduous shrub. *Oecologia,* 74:380-388.

HARVEY, G.W. 1980.– Seasonal alteration of photosynthetic unit sizes in thre herb layer components of the deciduous forests community. *Am. J. Bot.,* 67:293-299.

KRUGER, F.J., MITCHELL, D.I. & JARVIS, J.U.M. (eds.) 1983.– *Mediterranean-Type Ecosystems. The Role of Nutrients.* Springer-Verlag. Berlin. 207 pp.

KRUPA, J. 1984.– Anatomical structure of moss leaves and their photosynthetic activity. *Acta. Soc. Bot. Pol.,* 53(1): 43-52.

KUMMEROW, J., MONTENEGRO G. & KRAUSE, D. 1981.– Biomass. Phenology and Growth. In: *Resource Use by Chaparral and Matorral* (P.C. MILLER, ed.): 69-96. Ecological Studies, 39. Springer-Verlag. New York.

MARGALEF, R. 1974.– *Ecología.* Omega. Barcelona. 951 pp.

MARGALEF, R. 1980.– *La Biosfera: entre la termodinámica y el juego.* Ed. Blume. Barcelona. 236 pp.

MARGARIS, N.S. 1976.– Structure and dynamics in a phryganic (East Mediterranean) ecosystem. *Journal of Biogeography,* 3: 249-259.

MARGARIS, N.S. & MOONEY, H. A. (eds.) 1981.– *Components of productivity of mediterranean-climate regions.Basic and applied aspects.* Dr. W. Junk. The Hague. 279 pp.

MARTIN, J. 1984.– *Variaciones estacionales en el contenido de nutrientes y pigmentos en cuatro especies del espinar costero de Alicante.* Tesis Doctoral. Universidad de Alicante. 381 pp.

MARTINEZ, Mª J., FERRANDIS, E., MARTIN, J. & ESCARRE, A., 1982.– Contenido de pigmentos y elementos minerales en *Withania frutescens* Pauquy, su relación con factores estacionales y de posición. *Mediterránea,* 6:15-37.

MEISTER, H.P., CALDWELL, M.M., TENHUNEN, J.D. & LANGE, O.L. 1987.– Ecological implications of sun/shade leaf differentiation in sclerophyllous canopies: assessment by canopy modelling. In: *Plant response to stress* (J.D. TENHUNEN, F. CATARINO, O. LANGE & W. OECHEL, eds.): 401-411. Springer-Verlag. Berlín.

MILLER, P.C. (ed.) 1981.– *Resource Use by Chaparral and Matorral.* Springer-Verlag. New York. 455 pp.

MOONEY, H.A. (ed.) 1977.– *Convergent evolution in Chile and California, mediterranean climate ecosystems.* Dowden & Hutchinson & Ross. Pennsylvania. 224 pp.

MOONEY, H.A. 1981.– Primary production in Mediterranean-climate regions. In: *Mediterranean-type Shrublands* (F. DI CASTRI, D.W. GOODALL & R.L. SPECHT, eds.): 249-255. Elsevier Scientific Publishing Company. Amsterdam.

MOONEY, H.A. & DUNN E.L. 1970.– Convergent evolution of mediterranean climate evergreen sclerophyll shrubs. *Evolution,* 24: 292-303.

NILSEN, E.T., & BAO, Y. 1987.– The Influence of Leaf Age, Season and Microclimate on the Photosynthetic Apparatus of *Rhododendron maximun* 1. Chlorophylls. *Photosynthetica,* 21(4): 535-542.

NUÑEZ, E. 1989.– *Ecología del Jaral de Cistus ladanifer* L. Tesis Doctoral. Universidad de Extremadura. 482 pp.

NUÑEZ, E. & ESCUDERO, J.C. 1988.– Indice de esclerofilia, area media foliar y contenido en clorofilas en hojas maduras de *Cistus ladanifer.* Variaciones estacionales. *Congreso mundial sobre el bosque y matorral mediterráneos.* Cáceres. Inédito.

ODENING, W.R., STRAIN, B.R. & OECHEL, W.C. 1974.– The effect of decreasing water potential on net CO_2 exchange of intact desert shrubs. *Ecology,* 55:1086-1095.

OECHEL, W.C., LAWRENCE, W., MUSTAFA, J. & MARTINEZ, J. 1981.– Energy and carbon acquisition. In: *Resource Use by Chaparral and Matorral. A Comparison of Vegetation Function in Two Mediterranean Type Ecosystems* (P.C. MILLER, ed.): 151-183. Springer-Verlag. New York.

PIÑOL, J. 1985.– *La clorofil·la en un alzinar del Montseny: una visió dinàmica.* Tesis de Licenciatura. Universidad de Barcelona.

SALA, A. 1986.– *Evolució de l'estructura vertical de la garriga després del foc: Index foliar i gradients morfològics.* Tesis de Licenciatura. Universidad de Barcelona. 131 pp.

SESTAK, Z. 1971.– Determination of chlorophyll a and b. In: *Plant photosynthetic production. Manual of methods.* (Z. SESTAK, J. CATSKY & P.G. JARVIS, eds.): 672-701. Dr. W. Junk Publ. The Hague.

TENHUNEN, J.D., CATARINO, F., LANGE, O. & OECHEL, W. (eds.) 1987.– *Plant response to stress.* Springer-Verlag. Berlin. 668 pp.

TIESZEN, L.L. & JOHNSON, P.L. 1968.– Pigment structure of some arctic tundra communities. *Ecology,* 49(2): 370-373.

TRABAUD, L. & METHY, M. 1988.– Modifications dans le système photosynthétique de repousses apparaissant après feu de deux espèces ligneuses dominantes des garrigues méditerranéennes. *Acta Oecologica. Oecol. Plant* 9(3): 229-243.

TUBA, Z. 1977.– Examination of the vertical pigment structure in an oak forest, *(Quercetum petraea-cerris). Acta Bot. Hung.,* 23(3-4): 413-426.

VERNON, L.P. 1960.– Spectrophotometric determination of chlorophylls and pheophytins in plant extracts. *Analytical chemistry.* 32(9): 1144-1150.

VILLAR, R. & MERINO, J. 1987.– Relación nitrógeno/clorofila en las hojas de matorral y brezal del Parque Nacional de Doñana. *Actas VIII Bienal de la Real Sociedad Española de Historia Natural.* Universidad de Navarra. pp: 413-418.

ZIEGLER, R. & EGLE, K. 1965.– Zur quantitativen analyse der chloroplastenpigmente, I. Kritische überprüfung der spektralphotometrischen chlorophyll-bestimmung. *Beitr. Biol. Pflanzen,* 41: 11-37.